Zeitschrift: Berichte des Geobotanischen Institutes der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel

Herausgeber: Geobotanisches Institut der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel

Band: 51 (1984)

Artikel: Structure des organes hypogés de quelques espèces lithophiles pyrénéennes en relation avec la dynamique des pierriers = Structure of subterrean organs of some plants of scree slopes in the Pyrenees in realtion to the dynamic of the substratum

Autor: Somson, Patrick

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-377725

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 02.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Ber.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, *51* (1984), 78-117

Structure des organes hypogés de quelques espèces lithophiles pyrénéennes en relation avec la dynamique des pierriers

Structure of subterrean organs of some plants of scree slopes in the Pyrenees in relation to the dynamic of the substratum

par

Patrick SOMSON

Sommaire

1. Mouvements au sein des pierriers 79
   1.1. Mouvements tangentiels: glissements et roulements 79
   1.2. Mouvement verticaux 81

2. Les contraintes sur les végétaux 81

3. La réponse biologique: organisation morphologique et anatomique des systèmes végétatifs souterrains 82
   3.1. Stratégies migratrices 83
   3.2. Systèmes sédentaires 108

4. Conclusions 113

Résumé - Zusammenfassung - Summary 115

Bibliographie 116

Introduction

Les éboulis et pierriers pyrénéens, malgré les conditions climatiques et édaphiques peu favorables qui les caractérisent, abritent une flore assez diversifiée.

La dynamique périglaciaire, responsable de la genèse des nombreuses formes de pierriers, est un facteur éminemment sélectif pour les végétaux, les modalités du mouvement conditionnant la sélection de plantes morphologiquement et anatomiquement aptes à s'installer, se maintenir et se développer dans ces milieux.

Avant d'entreprendre l'étude morphologique et anatomique des espèces litophiles pyrénéennes il convient donc de recenser brièvement les différents types de mouvement responsables de la genèse et du maintien des diverses formes de pierriers et d'examiner les contraintes qu'ils exercent sur les systèmes végétatifs.

1. Mouvements au sein des pierriers

Ils doivent être envisagés dans leur intensité, leur periodicité, leur profondeur et leur direction.

1.1. *Mouvements tangentiels: glissements et roulements*

Ils interviennent sur les pierriers de pente. En fonction des agents moteurs, la mobilisation des matériqux peut être quelque peu différente.

Les mouvements liés à la seule gravité concernent principalement les éboulis de gravité et sont provoqués par la chute des pierres issues du démantèlement cryoclastique des roches surplombantes. Ils s'effectuent de manière relativement brutale et affectent principalement les abords immédiats du point de chute, de manière ponctuelle ou linéaire. L'intensité

du mouvement dépend de la forme et de la dimension des débris.

La fragmentation de la roche résultant pour une grande part des alternances répétées des phénomènes de gel et de dégel, les périodes les plus favorables au mouvement sont donc dans le domaine de la haute montagne pyrénéenne le printemps et l'automne.

Les mouvements associant la gravité et les processus périglaciaires. Dans ce cas la gravité n'est qu'un élément moteur secondaire et les mécanismes mobilisateurs des matériaux sont la solifluxion, la gélifluxion ou la cryoturbation.

Le mouvement dépend ici des qualités morphométriques du matériau constitutif (degré d'amenuisement des débris, teneurs en argiles et en limons) et de l'alimentation en eau des versants.

Les pierriers présentant ce type de mouvement correspondent aux éboulis lités, coulées de blocaille et modelés en guirlandes.

Pour toutes ces formations d'éboulis assistés par des processus périglaciaires, la "force" du mouvement dépend bien évidemment du poids et de la forme des matériaux déplacés mais également de l'épaisseur des détritus. Dans tous les cas le mouvement affecte simultanément des superficies bien plus étendues que sur les éboulis de gravité et de façon moins brutale, mais quotidiennement répétée en période prénivale et fininivale.

L'action des avalanches. Il ne s'agit plus ici de simple glissement ou roulement mais d'un véritable râclage par la neige. Dans le domaine alpin, certains pierriers de pente sont ainsi entretenus par la répétition annuelle du phénomène, même s'il n'est que de faible ampleur.

Le ruissellement, d'origine pluviale ou nivale (orages, eaux de fonte de la neige), provoque parfois des glissements par suite de l'engorgement des matériaux et de la solifluxion qui en découle; mais, dans la plupart des cas, il n'intéresse que les zones de canalisation préférentielle des eaux. Son action se limite souvent à un "nettoyage" des éléments grossiers par mobilisation et entraînement des particules fines.

Les troupeaux, bien qu'étant actuellement en régression, participent également d'une façon qui n'est pas négligeable au mouvement.

1.2. *Mouvements verticaux*

Les mouvements verticaux se manifestent surtout dans les formations de plats et de replats constituées de matériaux hétérogènes. La cryoturbation effectue un brassage et un tri des éléments. Le jeu des pipkrakes occasionne un déplacement des débris de surface dans un plan vertical. Ces processus nécessitent la présence en profondeur d'une matrice fine argileuse ou limono-argileuse capable de retenir l'eau.

La cryoclastie et la cryoturbation nécessitent des alternances de gel et de dégel et, avec la solifluxion, une bonne alimentation en eau. Ces mécanismes se réalisent d'autant mieux que les alternances sont rapides. Toutes ces conditions se trouvent réunies d'une façon optimale en période fininivale et prénivale dans le domaine de la haute montagne pyrénéenne. Les températures oscillent alors quotidiennement autour de zéro degré et l'eau provient alors de la fonte des neiges ou des pluies d'automne.

2. Les contraintes sur les végétaux

Les mouvements au sein des pierriers induisent des contraintes tant sur les parties souterraines que sur les parties aériennes des végétaux. Nous les avons classées en deux groupes selon qu'elles produisent ou non des lésions sur les tissus.

Les contraintes sans lésions. A la suite des roulements et glissements, les plantes peuvent subir un enfouissement par l'amont ainsi qu'un déchaussement en aval par soutirage d'éléments. Ce type de contrainte est généralisable aux pierriers de pente sur lesquels la dynamique est liée à la gravité. Néanmoins, la morphométrie des débris, la grosseur et l'épaisseur des matériaux déplacés ont un retentissement sur l'ampleur de l'agression et entraînent une sélection des végétaux susceptibles de coloniser le mileu.

Le mouvement des matériaux exerce également des effets de traction tendant à arracher les plantes et à les entraîner vers l'aval. Ces derniers

doivent donc être en mesure de s'opposer au mécanisme; le rôle incombe alors aux parties du végétal ancrées dans les couches immobiles du substrat; certaines s'accomodent de ces contraintes en offrant le moins de prise possible à la traction. Les mouvements verticaux commandés par le jeu des pipkrakes occasionnent aussi des effects de traction qui s'exercent perpendiculairement au plan de refroidissement et tendent à déchausser les plantes. Enfin, les remaniements dûs à la cryoturbation peuvent provoquer une désorganisation des systèmes racinaires.

Les contraintes avec lésions. Les glissements répétés provoquent une abrasion des tissus. Ce sont les organes souterrains qui subissent le plus fréquemment ces contraintes.

Si les remaniements sont brutaux, si les effects de traction sont intenses ou s'ils affectent des organes relativement fragiles, les lésions peuvent atteindre l'ampleur de la cassure. La fragmentation des organes souterrains des plantes de pierriers n'est pas rare et nous verrons que certaines espèces s'en accommodent très bien, pouvant même être favorisées en matière de multiplication végétative.

3. La réponse biologique: organisation morphologique et anatomique des systèmes végétatifs souterrains

Les mouvements du substrat et les contraintes qui en résultent exercent forcément une pression sélective sur les organismes végétaux et il convient de rechercher dans les caractères anatomiques et morphologiques des plantes quelles peuvent être les particularités qui leur permettent de s'accommoder du mouvement ou même de s'en affranchir.

Remarquons tout d'abord que périodicité des mouvements et périodicité climatique ont une incidence sur la période d'activité végétative. La durée de cette période est en effet limitée par la durée de l'enneigement (pierriers stables longuement enneigés) ou par la mobilité fininivale ou prénivale du substrat. Dans la grande majorité des cas, sur la montagne pyrénéenne, ne pourront donc s'installer sur les pierriers que des végétaux à cycle végétatif de courte durée.

Sur les pierriers mobiles seront également privilégiées les hémicryptophytes et les géophytes dans la mesure où leurs organes végétatifs souterrains pourront s'accommoder au mouvement, ainsi que les plantes annuelles capables d'effectuer leur cycle biologique annuel dans un laps de temps très court. Parmi les chaméphytes seules les chaméphytes rampantes à port prostré auront quelque chance de parvenir à se maintenir dans de tels milieux.

Les travaux de SCHRöTER (1926), QUARLES VAN UFFORD (1909), BAUDIERE et BONNET (1963) et FROMARD (1978) nous ont fourni de bonnes bases de travail et nous avons essayé d'affiner les observations relatives à l'organisation des systèmes végétatifs souterrains et de les confronter aux composantes édaphiques afin de dégager les mécanismes relationnels plante-substrat.

Il convient tout d'abord de faire la part, parmi les systèmes souterrains, de ceux qui permettent aux végétaux de suivre ou de subir le mouvement et de ceux qui ne le permettent pas. Nous distinguerons donc les "stratégies migratrices" et les "systèmes sédentaires".

3.1. *Stratégies migratrices*

Sur les pierriers de pente, le risque d'ensevelissement permanent implique, pour les végétaux colonisateurs, une aptitude à l'allongement annuel des tiges souterraines.

Le déchaussement, la fragmentation des tiges et des rhizomes, occasionnés par des remaniements brutaux, peuvent être supportés sans trop de dommages par les espèces possédant de bonnes capacités de régénération par multiplication végétative, à condition bien sûr que le substratum présente une humidité suffisante et renferme un minimum de terre fine.

Nous qualifierons de *lithophiles migratrices par allongement* les espèces du premier groupe et de *lithophiles migratrices par régénération* celles du second groupe. Rappelons que le terme de "lithophile migrateur" a été employé pour la première fois par QUARLES VAN UFFORD (1909) pour désigner les espèces à stolons radicantes.

Certaines espèces possèdent à la fois ces deux facultés et sont par conséquent les mieux armées pour coloniser les pierriers mobiles.

3.1.1. *Lithophiles migratrices par allongement et régénération*

Ce groupe est constitué de plantes à système souterrain extrêmement ramifié et flexueux, composé de longs cordons hypogés qui proviennent des pousses annuelles successives de tiges recouvertes et rabattues par les glissements de printemps et d'automne. De nouvelles tiges se forment ainsi chaque année sur les tiges de l'année précédente recouvertes par les matériaux, ce qui provoque l'allongement et la ramification du système végétatif souterrain. Les cordons hypogés, plus ou moins fragiles selon l'âge et l'espèce considérée, sont souvent radicants. Ainsi, la cassure par glissement en masse des matériaux ou traumatisme ponctuel peut-elle en favoriser la multiplication végétative lorsque la terre fine existe en quantité suffisante. La présence des fines radicelles adventives sur les tiges souterraines permet également à ces plantes de profiter d'accumulations très ponctuelles de terre fine pour y puiser leur nourriture.

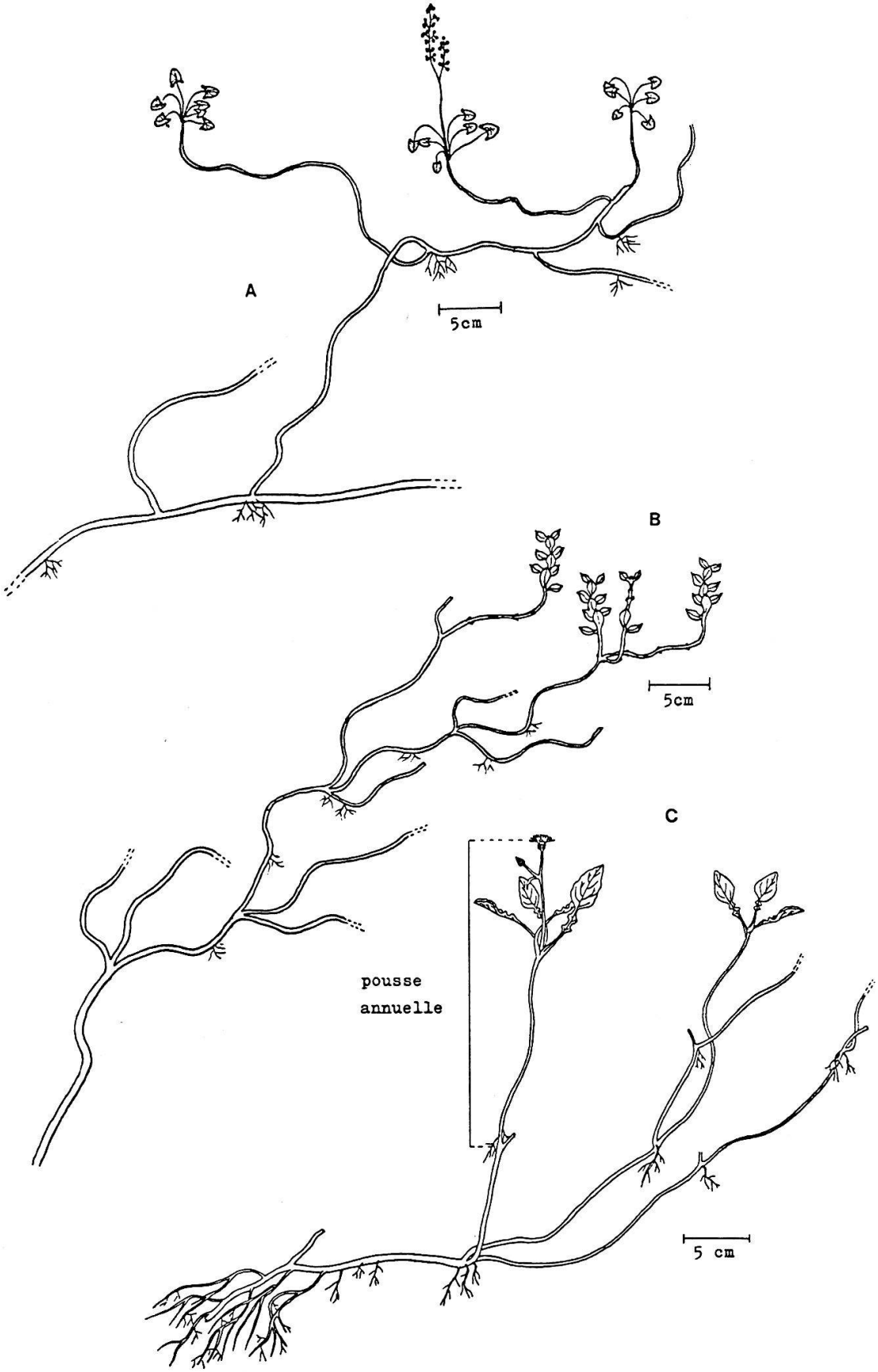
Plusieurs espèces sont bâties sur ce modèle. Ce sont essentiellement pour les Pyrénées: *Cerastium pyrenaicum, Crepis pygmaea, Rumex scutatus, Campanula ficarioides, C. cochlearifolia, Galium cometerrhizon, Poa cenisia, Festuca pyrenaica, Trisetum distichophyllum.*

Cerastium pyrenaicum J. Gay (fig. 1)

C'est incontestablement l'espèce la plus représentative du groupe. BAUDIÈRE et BONNET (1983, p. 18) écrivaient à son sujet: "Essayer de déterrer un échantillon complet de *Cerastium pyrenaicum* J. Gay est une gageure. Emprisonnées dans les mailles de l'éboulis, ses tiges, très fragiles, épanouissant à la surface du pierrier une multitude de rosettes à

Fig. 1. Lithophiles migratrices par allongement et régénération.
Migration strategies: elongation and regeneration

A. *Rumex scutatus* L.
B. *Cerastium pyrenaicum* J. Gay
C. *Crepis pygmaea* L.


A
5cm
B
5cm
C
pousse
annuelle
5 cm

grandes fleurs blanches, se raccordent en profondeur à des rhizomes de plus en plus gros. Qu'un glissement intervienne, une désarticulation des tiges se produit au niveau de l'insertion sur le rhizome et celles-ci, munies de pelotes de fines racines, constituent alors autant de points de départ de nouvelles colonies de Ceraiste".

Nous ne pourrions pas mieux définir l'organisation souterraine de l'espèce et son comportement vis-à-vis des contraintes du milieu.

Nous préférons le terme de tige souterraine à celui de rhizome pour désigner ces longs cordons hypogés car ils proviennent en majorité de tiges initialement épigées recouvertes ensuite par les matériaux de l'éboulis.

L'étude anatomique montre plusieurs étapes dans l'évolution des tissus; la tige est d'abord caractérisée lors des deux premières années par une forte production de liège puis de collenchyme. L'assise subéro-phellodermique entre très rapidement en fonctionnement. Une ou deux assises subéreuses sont déjà visibles dans les tiges de l'année, celles-ci sont donc capables de réagir très tôt aux abrasions. Le collenchyme se développe également très vite et prend des proportions importantes: dans une tige âgée de seulement deux ans il occupe ainsi près de la moitié du rayon. Le rôle de tissu de soutien qui lui est d'ordinaire attribué ne se justifie pas dans le cas présent. On peut penser que le collenchyme joue ici un rôle de tampon et protège les faisceaux libéro-ligneux de l'écrasement.

Les vaisseaux ligneux ne sont que peu développés durant les premières années, ce qui confère aux tiges une relative flexibilité, d'autant plus que ces organes sont en contact direct avec les couches superficielles de débris, les plus mobiles. Quelques années plus tard, lorsque les tiges ont été recouvertes par les glissements successifs de matériaux et qu' elles sont donc situées dans les couches plus profondes du substrat, moins mobiles, les vaisseaux de bois prennent une plus grande extension et contribuent ainsi à amplifier la rigidité de ces organes.

Le Ceraiste des Pyrénées est donc remarquablement organisé pour vivre au sein des pierriers pentus à mobilité accusée. Les pelotes de fines racines adventives lui permettent également de profiter d'accumulations très ponctuelles de terre fine, ce qui permet de comprendre que l'on puisse aussi bien trouver la plante sur éboulis lités que sur éboulis de gravité pure

à matrice intersticielle fine peu abondante ou très profonde.

Rumex scutatus L. (fig. 1)

Cette espèce fait également partie des migratrices dont l'appareil souterrain, extrêmement développé, s'allonge et se ramifie d'année en année. Cependant, la croissance de *Rumex scutatus* diffère sensiblement de celle de *Cerastium pyrenaicum*. En effet, la plante développe chaque année une tige souterraine qui, une fois arrivée à la surface du pierrier, forme une rosette de feuilles et une hampe florale. Cette dernière disparaît après fructification et l'année suivante une ou plusieurs tiges souterraines prennent naissance sur celle formée l'année passée. On peut donc, dans le cas présent, mettre en évidence deux types de tiges:

- des tiges aériennes à vocation uniquement florifère et fructifère,
- des tiges strictement souterraines assurant l'allongement et la ramification de la plante et pouvant de ce fait recevoir le nom de rhizomes.

On peut observer quelquefois une ramification beaucoup moins régulière: en effet, les rejets annuels prennent parfois naissance sur des rhizomes déjà très anciens. Ce processus est alors à mettre en relation avec la faible épaisseur de débris constituant localement l'éboulis. Dans ce cas, les glissements de matériaux n'occasionnent pas un recouvrement important et les rhizomes âgés qui cheminent à faible profondeur sont à même de former de nouveaux rejets.

Tout comme pour *Cerastium pyrenaicum*, les cordons souterrains présentent ça et là des pelotes de fines racines capables de profiter de la moindre parcelle de terre fine, ce qui permet à la plante de coloniser les éboulis de gravité pure "openwork" ou à grande épaisseur de débris et de se multiplier après fragmentation traumatique.

Du point de vue anatomique, on remarque que les faisseaux libéro-ligneux sont protégés par une gaine de sclérenchyme faisant manchon à l'intérieur des tiges ainsi que par des fibres péri-libériennes (tiges florifères et rhizomes). QUARLES VAN UFFORD (1909) souligne que cette particularité indique une résistance à la flexion lorsqu'elle se manifeste dans les tiges aériennes. Cette interprétation devrait être nuancée: en effet, ce manchon de cellules sclérifiées, lorsqu'il existe dans les tiges aériennes,

ne peut les protéger efficacement des contraintes de flexion imposées par les glissements que dans la mesure où ceux-ci sont seulement de faible amplitude et surtout ne mobilisent que des débris de petite taille.

De ce fait, considérant que les mouvements paroxysmiques n'ont lieu que pendant les périodes de repos végétatif et que des mouvements moins contraignants peuvent toutefois intervenir pendant les phases de plein épanouissement de la plante, ce manchon peut s'avérer efficace, mais à condition cependant que les débris en mouvement soient de petites dimensions, ce qui est rarement le cas dans les milieux colonisés par *Rumex scutatus*. Nous pensons plutôt que cette gaine de sclérenchyme et ces paquets de fibres doivent avoir pour effet de protéger les faisceaux libéro-ligneux, de conférer une meilleure rigidité aux tiges et de les rendre plus résistantes à l'écrasement. Ces dispositions particulières confèrent aussi vraisemblablement aux rhizomes, qui font partie intégrante de l'éboulis, une plus grande résistance aux forces de traction. Notons enfin que les rhizomes présentent également une épaisse couche de suber protégeant les tissus internes des phénomènes d'abrasion.

Crepis pygmaea L. (fig. 1)

Cette espèce que l'on rencontre sur les éboulis calcaires et schisteux pyrénéens (son aire déborde très largement des Pyrénées) est remarquablement organisée pour vivre "dans le mouvement". Pourtant l'étude anatomique de ses différents organes végétatifs, souterrains comme aériens, ne révèle l'existence d'aucun tissu spécialisé: pas de tissus de soutien bien développé, pas de fibres, pas de sclérenchyme, très peu de suber (uniquement une ou deux assises dans les organes souterrains les plus âgés). La plante est donc caractérisée par une extrême fragilité anatomique et son cantonnement préférentiel dans les milieux mobiles a des répercussions sur son organisation morphologique et est lié à ses capacités de régénération.

La grande majorité des specimens que nous avons observés montre un rhizome portant quelques racines courtes mais assez volumineuses, duquel se détachent une ou plusieurs tiges venant épanouir leurs feuilles à la surface de l'éboulis. Ces tiges ne présentent que très exceptionnellement

plus de deux niveaux de ramification et sont souvent très longues, des pousses annuelles de plus de trente centimètres n'étant pas rares.

Dans les éboulis très actifs, les glissements d'automne provoquent la rupture des tiges au niveau de leur insertion sur le rhizome; ces tiges, souvent munies de fines racines et dotées de forte capacité de régénération, sont capables lors de la reprise végétative suivante, de former, dans des conditions hydrométriques convenables, de nouvelles plantes entières; quant au rhizome de la plante originelle, il reformera de longues tiges venant épanouir feuilles et fleurs à la surface de l'éboulis.

Ces processus expliquent, sur pierriers mobiles, que l'on rencontre souvent *Crepis pygmaea* en colonies de forme lenticulaire, allongées selon la ligne de la plus grande pente du versant.

Sur pierriers moins actifs, ou à remaniements accidentels non chroniques, les plantes peuvent présenter deux ou trois degrés de ramification correspondant au nombre d'années pendant lesquelles le milieu a connu une relative stabilité. La présence de *Crepis pygmaea* sur un éboulis n'est donc pas toujours révélatrice d'une activité intense et l'observation attentive de la morphologie du système souterrain s'avère alors nécessaire pour évaluer le degré de mobilité du milieu.

Galium cometerrhizon Lapeyr.

Cette espèce dont l'appareil aérien semble relativement réduit développe dans les couches mobiles du substrat un extraordinaire enchevêtrement de tiges et de racines filiformes et les multiples rosettes de feuilles apparaissant en surface, quelquefois à plusieurs décimètres de distance, appartiennent généralement à un seul et même individu.

Les tiges souterraines fines et fragiles sont radicantes, dotées d'une forte capacité de bouturage et abondamment ramifiées. L'ensevelissement et la fragmentation ont ainsi pour conséquence, sur pierrier à matériaux fins ou à matrice fine peu profonde, de multiplier les pieds et de contribuer à l'extension de l'espèce.

La présence de *Galium cometerrhizon* sur des surfaces planes ou très faiblement déclives est révélatrice d'une cryoturbation saisonnière intense.

Campanula ficarioides Timb.-Lagr.

Du point de vue anatomique, la tige aérienne ne présente pas de disposition particulière pour résister au mouvement ou limiter l'ampleur des traumatismes. Ce n'est qu'au cours de la seconde année qu'apparaît un début de différenciation des tissus avec une lignification de cellules de l'épiderme et du parenchyme cortical. Les tissus subéreux et le collenchyme ne se différencient qu'au bout de trois ans. Seules les tiges âgées d'au moins trois ans sont donc capables de résister efficacement aux abrasions et aux pressions.

Dans le cas présent, ce sont encore les caractères anatomiques qui permettent de comprendre l'organisation morphologique du système souterrain; comme pour *Crepis pygmaea*, cette organisation dépend de mobilité du milieu. Ainsi, sur éboulis mobile, la Campanule présente un rhizome (plus ou moins renflé en tubercule) fonctionnant comme celui du Crepis, c'est-à-dire que les tiges annuelles sont régulièrement rompues au niveau de leur point d'insertion sur le rhizome lors des mouvements automnaux. Le rhizome reforme alors chaque année des tiges nouvelles. Sur éboulis modérément actif par contre, *Campanula ficarioides* se développe selon un schéma rappelant celui de *Cerastium pyrenaicum* sur éboulis très mobile: l'appareil souterrain est alors abondamment ramifié. Les tiges sont radicantes et capables, après fragmentation, de régénérer des plantes entières.

Selon GESLOT (1982), ce type morphologique se rencontre, à des degrés divers, chez différents taxons de Campanules pyrénéennes: *Campanula linifolia* Lam. var. *alpicola* Geslot, *C. ficarioides* Timb.-Lagr. subsp. *ficarioides*, *C. ficarioides* Timb.-Lagr. subsp. *orhyi* Geslot, *C. scheuchzeri* Villars var. *errensis* Geslot, *C. cochleariifolia* Lamark, *C. jaubertiana* Timb.-Lagr.

Poa cenisia All. et *Festuca pyrenaica* Reut.

Ces deux Graminées sont bâties sur le même modèle. Elles forment annuellement de longs stolons terminés par un bourgeon qui s'enracine et donne naissance à un ou plusieurs nouveaux rejets feuillés. Elles se développent toujours sur les éboulis de pente où la matrice fine abonde sous les quelques centimètres superficiels de débris grossiers. Ces longs stolons, peu

ramifiés, cheminent ainsi au contact des fines. Les racines qui se forment à leur extrémité sont relativement fines et très superficielles. Les stolons sont rendus rigides mais cassants par la présence d'une gaine de sclérenchyme.

Le glissement des débris sur la matrice peut donc entraîner en fonction de son intensité soit une bonne résistance, soit une fragmentation des stolons accompagnée d'une migration vers l'aval avec les débris. Ces fragments ainsi déplacés, formés en général d'une portion de stolon avec racines et rejets feuillés, seront capables au début de l'été suivant, soit de se réimplanter directement s'ils sont en contact avec la matrice, soit de donner naissance à de nouveaux stolons qui chemineront alors entre les pierres jusqu'à parvenir au contact de la terre fine où ils pourront s'enraciner et donner naissance à de nouvelles plantes.

Sur des milieux plus stables, *Poa cenisia* est souvent peu stolonifère et développe alors un système racinaire fasciculé compact.

Du point de vue anatomique, on note ici encore une excellente protection contre l'abrasion qu'offrent les nombreuses gaines foliaires entourant les stolons de *Festuca pyrenaica*.

En ce qui concerne *Poa cenisia* All. nous avons choisi de réunir sous ce seul binôme *P. distichophylla* Gaud. et *P. fontqueri* Br.-Bl. La discrimination faite par BRAUN-BLANQUET (1945) entre ces deux taxons repose sur le seul fait que le premier est réputé calcicole alors que le second est silicicole. Nous n'avons personnellement observé aucune différence morphologique, tout au long de la chaîne pyrénéenne, entre des individus issus de populations développées sur des éboulis calcaires et des individus issus de populations développées sur des pierriers siliceux.

Festuca pyrenaica semble pour sa part être exclusivement cantonnée sur des milieux calcaires.

3.1.2. *Lithophiles migratrices par allongement*

Nous réunissons sous cette appellation l'ensemble des espèces peu ou pas ramifiées qui s'allongent en donnant l'impression d'allonger leur(s) tige(s) dans le sens de la pente. Leur organisation résulte en réalité de

la juxtaposition successive de pousses annuelles, le plus souvent solitaires et courtes, dont la direction imposée au développement est recommandée par le sens du mouvement.

Trois espèces sont particulièrement représentatives de ce groupe: *Papaver suaveolens* Lapeyr., *Oxyria digyna* (L.) Hill. et *Xatardia scabra* (Lapeyr.) Meissn.

Papaver suaveolens Lapeyr. (fig. 2)

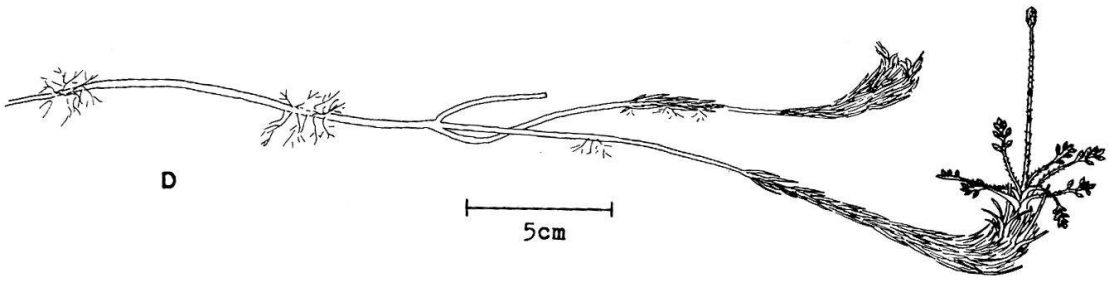
L'espèce possède une souche unique, d'allure pivotante, mais disposée parallèlement à la pente, cheminant dans les couches fines du substrat. Cette souche se prolonge par un "rhizome" peu ramifié ou même simple, constitué par les rsetes des pousses feuillées formées successivement chaque année. Ce mode de développement particulier fait que le point d'enracinement de la plante se trouve situé bien au-dessus du niveau où la plante épanouit ses feuilles. Son allongement dans le sens de la pente, sa ramification réduite ou nulle, lui permettent d'opposer une moindre résistance au mouvement et limitent ainsi les contraintes liées au glissement des matériaux.

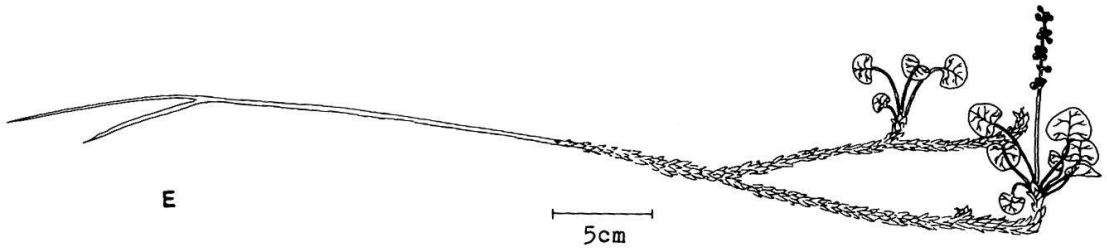
Du point de vue anatomique on remarque tout d'abord que la tige florifère est rendue rigide par un épais manchon de sclérenchyme; on note ensuite que la racine est également très solide puisque le bois occupe à lui seul près des deux-tiers du rayon de la stèle; on constate enfin que le rhizome est protégé de l'abrasion par de très nombreuses écailles, restes lignifiés des pétioles des anciennes feuilles persistant très longtemps sur la tige.

Papaver suaveolens est donc remarquablement armé pour faire face aux glissements. On le rencontre effectivement sur les éboulis de versant nord à matrice fine abondante à faible distance de la surface et dont la dynamique semble liée à l'action prépondérante de la solifluxion ou de la gélifluxion.

Oxyria digyna (L.) Hill. (fig. 2)

Cette espèce est cantonnée dans les Pyrénées sur les versants exposés au Nord sur substrat calcaire et siliceux. Elle pousse indifféremment sur des éboulis stabilisés à gros blocs ou à débris de petites dimensions





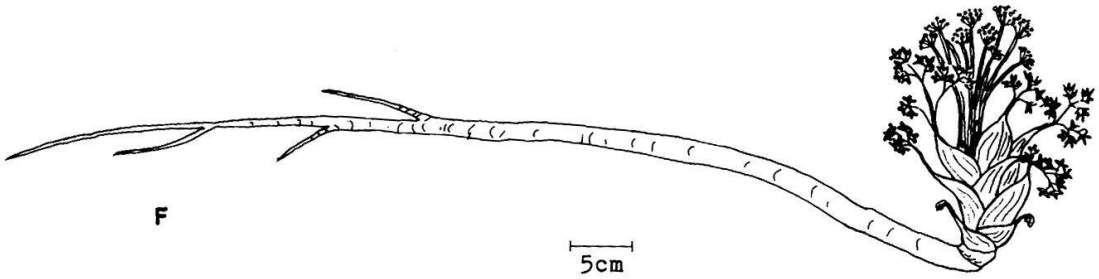


Fig. 2. Lithophiles migratrices par allongement

Migratory strategies: allongation

D *Papaver suaveolens* Lapeyr.
E *Oxyria dygina* (L.) Hill.
F *Xatardia scabra* Lapeyr.) Meissn.
(dessin d'après BAUDIERE et BONNET 1963)

comme sur les pierriers mouvants pourvu qu'existe, entre les blocs ou à faible profondeur, de la terre fine en quantité suffisante pour lui permettre de développer son pivot. Dans ce dernier cas, l'organisation de son système souterrain est en tous points identique à celle du pavot. Cette identité de comportement des deux taxons sur éboulis glissants nous permet de les considérer comme espèces isoprophéromènes au sens de SERVE (1972).

Du point de vue anatomique, le "rhizome" montre, en coupe transversale, tout un réseau de tissus sclérifiés. Cette structure "tubulaire" originale paraît devoir lui conférer une grande résistance aux mecanismes de flexion. La racine, au contraire, paraît beaucoup plus flexible puisqu'elle ne présente pas de sclérenchyme et que le bois, peu développé, y est disposé en faisceaux séparés les uns des autres par de larges rayons médullaires.

Xatardia scabra (Lapeyr.) Meissn. (fig. 2)

L'espèce est pourvue d'un pivot extrêmement robuste qui "remonte" le pierrier et pénètre insensiblement dans les couches fines du substrat. Contrairement à ce qui était le cas pour les deux espèces précédentes, l'allongement annuel de la plante, lié à la formation de nouvelles pousses lors de la reprise de végétation, est ici très restreint. Cet allongement est avant tout racinaire.

Il semble que la plante glisse avec son substrat. Cette migration pouvant entraîner une désolidarisation de son système racinaire d'avec la matrice, on peut penser que la plante est en mesure de compenser le phénomène en allongeant chaque année un peu plus encore son pivot, lui permettant ainsi de reprendre contact avec la terre fine après les périodes de dynamique intense du pierrier. Cette hypothèse expliquerait pouquoi il n'est pas rare de rencontrer des individus dont le pivot dépasse un mètre de long et dont seule l'extrémité pénètre dans la terre fine.

Du point de vue anatomique, la racine pivotante de *Xatardia scabra* ne présente pas de différence notable avec celle des autres Ombellifères. Cependant, l'importance des lacunes parenchymateuses et l'allongement en massue des éléments constitutifs du pachyte peuvent être mis en relation avec l'élasticité apparente du pivot, lui conférant ainsi une large amplitude de réaction aux mécanismes de glissement, contrastant étrangement

avec la grande fragilité de l'organe qu'une simple torsion entre les doigts parvient à briser sans peine. Par rapport à la dynamique de l'éboulis la plante supporte sans dommage les déplacements tangentiels; par contre elle est dans l'incapacité de supporter des mouvements verticaux: c'est donc un indicateur biologique de première valeur des systèmes d'éboulis glissants.

Du point de vue écologique, les études menées par SERVE (1972), SOUTADE (1975), BAUDIÈRE et SERVE (1975b, 1980) ont montré que *Xatardia scabra* est toujours assujettie aux éboulis lités fonctionnels et que sa présence sur un versant constitue encore un excellent indicateur de la dynamique du milieu.

3.1.3. *Lithophiles migratrices par multiplication végétative*

Outre les espèces citées dans le chapitre 3.1.1. il en est une qui présente également de remarquables facultés de régénération après traumatisme ou fragmentation: *Doronicum grandiflorum* Lam.

Doronicum grandiflorum Lam. (fig. 3)

L'espèce est représentée dans les Pyrénées par deux variétés:
Doronicum grandiflorum Lam. var. *grandiflorum* qui semble inféodée aux substrats, généralement calcaires, plus rarement siliceux, stables et humectés des bords rocailleux des ruisseaux mais qui occupe également les éboulis peu actifs des versants nord pourvu qu'existe à faible profondeur une matrice fine suffisamment humide, ainsi que les pentes recouvertes par de gros blocs entretenant une humectation sous-jacente constante.
Doronicum grandiflorum Lam. var. *viscosum* (Freyn et Gautier) Nyman s'accommode de substrats nettement plus instables, calcaires ou siliceux, pourvu qu'existe encore sous le revêtement de débris superficiels une matrice fine constamment humide. Aussi ce taxon s'installe-t-il préférentiellement sur les versants exposés au Nord: il paraît, sinon strictement localisé, du moins beaucoup plus abondamment représenté dans la partie orientale de la chaîne.

Ces deux variétés sont bâties sur le même modèle et semblent posséder les mêmes capacités de multiplication végétative. Toutes deux comportent un

rhizome relativement gros (un centimètre de diamètre) mais très fragile d'où se détachent de très nombreuses racines courtes et robustes. Ce rhizome chemine la plupart du temps au niveau de la zone de contact entre les débris de surface et la matrice fine. Les racines s'enfoncent perpendiculairement dans cette dernière et contribuent à maintenir la plante fortement ancrée dans le substrat. Lorsqu'un glissement intervient le rhizome se fragmente en éléments, pourvus chacun de racines, qui pourront être à l'origine d'autant de boutures. Ainsi s'explique la disposition linéaire, parallèle à la pente, que prennent souvent les peuplements de Doronic.

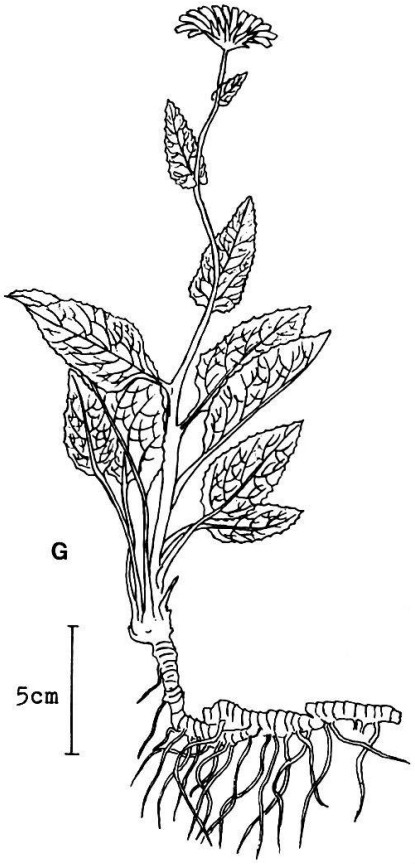


Fig. 3. Lithophile migratrice par multiplication végétative
Migratory strategies: vegetative multiplication
G *Doronicum grandiflorum* Lam.

3.1.4. *Lithophiles indépendantes*

Par lithophiles indépendantes, nous entendons désigner les plantes qui s'affranchissent du mouvement soit par leur cycle biologique (thérophytes) soit par une possible désorganisation de leur système souterrain à l'intérieur du substrat pendant les périodes où celui-ci subit des remaniements (géophytes à bulbe ou plantes pseudo-bulbeuses).

Les annuelles qui vivent dans les pierriers accomplissent leur cycle végétatif au cours de la période estivale, lorsque les mouvements du substrat sont accidentels ou d'ampleur limitée. Mais, en raison de la brièveté de la période de végétation aux hautes altitudes , le nombre des espèces entrant dans cette catégorie est des plus limité, même si ces végétaux colonisent préférentiellement le milieu "éboulis" en raison de la très faible concurrence interspécifique qui s'y manifeste. Nous retiendrons donc comme telles: *Galeopsis pyrenaica* Bartl., *G. angustifolia* Ehr., *Sedum atratum* L., *S. candollei* Hamet, *S. annuum* L., *Iberis spathulata* Bergeret, *I. tenoreana* DC.

Toutefois, alors que les *Galeopsis* et les *Sedum* qui figurent sur cette liste sont des annuelles strictes, les *Iberis* sont normalement des plantes bisannuelles qui ne se maintiennent que rarement plus d'une année sur les éboulis très actifs et s'y comportent donc en anuelles.

Galeopsis pyrenaica est surtout abondant dans la partie orientale de la chaîne où son lieu de prédilection est représenté par les pierriers siliceux fortement cryoturbés du massif du Puigmal. La forme naine sous laquelle la plante se présente alors (var. *pygmaea* Despaty et Conill) est vraisemblablement due aux conditions rigoureuses et à la brièveté de la période de végétation; nous y verrions plutôt un écotype qu'une variété.

Galeopsis angustifolia prend également le même port sur les pierriers de haute altitude des Pyrénées centrales et occidentales. Pour l'une comme pour l'autre de ces espèces, nous avons pu constater l'extrême rareté des populations et leur pauvreté en individus dans les secteurs où l'épaisseur des matériaux détritiques dépasse cinq centimètres. Il semble que cette épaisseur soit un seuil au-delà duquel les jeunes individus s'avèrent incapables d'atteindre la pleine lumière.

Les *Sedum* semblent encore plus exigeants à cet égard et se rencontrent surtout sur les affleurements de terre fine. Tandis que *S. atratum* semble préférer (à l'exception peut-être de la partie la plus orientale de la chaîne) les substrats calcaires, *S. annuum* et *S. candollei* affectionnent plus particulièrement les substrats siliceux, *S. candollei* se localisant de surcroît sur l'emplacement des sites longuement enneigés.

Parmi les *Iberis*, seul *I. spathulata* paraît capable, lors de la germination, de traverser une couche détritique beaucoup plus épaisse, pouvant atteindre la douzaine de centimètres. BAUDIÈRE nous a rapporté avoir observé de très nombreuses germinations de cette espèce en période prénivale. L'espèce se développe indifféremment sur substrat calcaire ou schisteux.

Nous avons enfin rencontré *I. tenoreana* en abondance dans le massif de Gabizos à la limite entre Pyrénées occidentales et centrales, sur substrat calcaire. L'espèce se comporte tantôt en annuelle, tantôt en bisannuelle, selon l'état de mobilité du pierrier; mais elle est toujours de taille très réduite.

Les bulbeuses et "pseudo-bulbeuses" sont représentées dans les Pyrénées par trois espèces qui sont très souvent liées aux milieux cryoturbés: *Ranunculus parnassifolius* L.s.l., *Borderea pyrenaica* (Bub.) Miège. et *Viola diversifolia* (DC) W. Becker

Ranunculus parnassifolius L. (fig. 4)

On sait, depuis les travaux de KUPFER (1974), que *Ranunculus parnassifolius* est une espèce collective composée en fait de quatre taxons ayant chacun valeur de sous-espèce et dont trois sont représentés dans les Pyrénées:

- *R. parnassifolius* subsp. *parnassifolius* qui occupe les pierriers schisteux gothlandiens et dévoniens des Pyrénées orientales,
- *R. parnassifolius* subsp. *favargeri* Kupfer qui se développe dans les rocailles calcaires des Pyrénées occidentales et des chaînes cantabriques,
- *R. parnassifolius* subsp. *heterocarpus* Kupfer qui pousse dans les rocailles calcaires alpiennes, pyrénéennes (occidentales exceptées) et cantabriques.

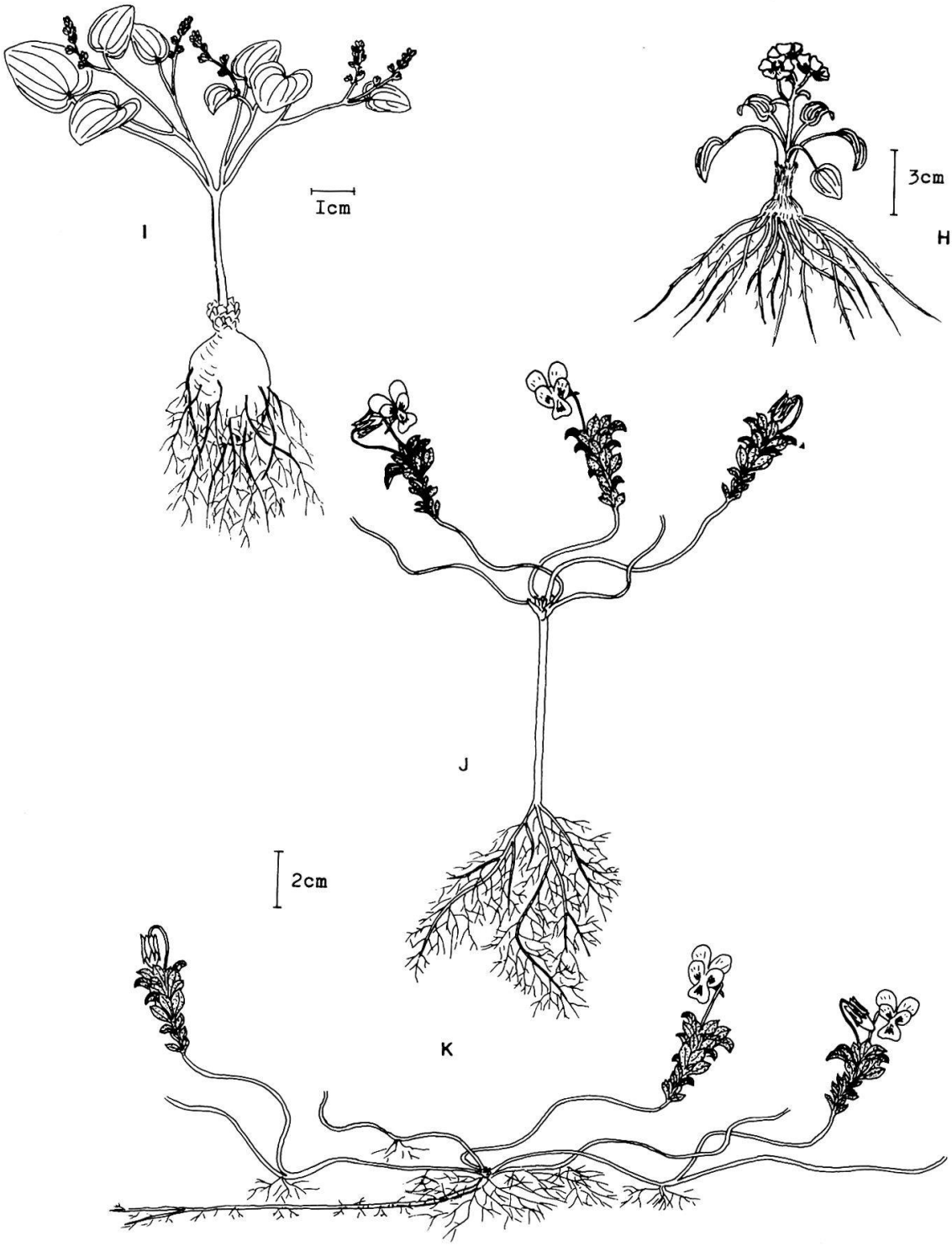


Fig. 4. Lithophiles indépendantes

Independent scree plants

H *Ranunculus parnassifolius* L.
I *Borderea pyrenaica* (Bub.) Mieg.
J *Viola diversifolia* (DC) W. Becker - type A -
K *Viola diversifolia* (DC) W. Becker - type B -

Nous avons, au cours de nos excursions, rencontré ces trois sous-espèces et nous avons pu constater que dans tous les cas, quelle que soit la sous-espèce concernée, *R. parnassifolius* était implantée dans les milieux cryoturbés, de pente ou de replat. Nous avons pu également constater que les individus croissant sur les aires de cryoturbation de replats présentaient la plupart du temps une taille beaucoup plus réduite que ceux développés sur les versants. Ainsi, les observations effectuées par BAUDIÈRE et SERVE (1975a) à propos de *R. parnassifolius* subsp. *parnassifolius* sur les ostioles de cryoturbation du Pla de Gorra-Blanc (Pyrénées orientales) sont elles transposables aux autres sous-espèces.

Nous avons en effet noté le même phénomène au port de Boucharo (Pyrénées centrales) à propos de *R. parnassifolius* subsp. *heterocarpus* et dans le massif de Gabizos (Pyrénées occidentales) à propos de *R. parnassifolius* subsp. *favargeri*.

L'hypothèse de BAUDIÈRE et SERVE (1975a) selon laquelle la forme naine observée chez *R. parnassifolius* subsp. *parnassifolius* sur les ostioles cryoturbées du Pla de Gorra-Blanc ne serait qu'une forme de jeunesse semble donc se confirmer; les bulbes de la Renoncule subissent, sur ces surfaces planes, l'impact de la cryoturbation de la même manière que les gélifracts et ne parviennent probablement pas à se maintenir suffisamment longtemps pour atteindre un développement optimum.

Nous pensons qu'en ce qui concerne les pierriers de pente, les bulbes déchaussées par la cryoturbation sont ensuite repris par les glissements de matériaux et rabattus sur la matrice fine, ce qui facilite leur réenracinement. Cette combinaison de mouvements, fréquente sur les éboulis lités, autoriserait ainsi le maintien durable des individus et leur permettrait d'atteindre leur développement optimal.

Borderea pyrenaica (Bub.) Miège. (fig. 4)

La Dioscorée des Pyrénées est une géophyte dont le bulbe est profondément enfoui dans la matrice fine des éboulis dans lesquels on la trouve. Son système racinaire, de type fasciculé et compact, adhère fortement aux couches profondes du substrat.

C'est une espèce qui se rencontre uniquement dans les Pyrénées centrales

françaises et espagnoles où elle colonise électivement, tout comme *Ranunculus parnassifolius*, les pierriers cryoturbés. Mais contrairement à cette dernière, elle ne reforme pas son bulbe chaque année; son comportement à l'intérieur du pierrier est donc fondamentalement différent. En effet, le bulbe très profondément enfoui, paraît devoir échapper aux contraintes imposées par la cryoturbation ainsi qu'à l'action des pipkrakes. La faible ramification des tiges et leur allongement parfois impressionnant dans le sens de la pente, attestent sans aucun doute de l'existence de mouvements dans le sein des pierriers durant les premières phases de développement végétatif annuel des individus et rend compte également à notre avis de l'absence d'activité du substrat au niveau d'enfouissement du bulbe.

Nous sommes retournés en mai 1982 dans une localité où nous avions pu noter l'existence l'été précédent d'une population de Dioscorée et la visite de la station nous a permis de faire quelques constatations du plus haut intérêt; en effet, la répartition de la plante sur l'ensemble du versant coïncidait exactement avec les aires déneigées en cette période de l'année où les alternances quotidiennes de gel et de dégel sont nombreuses. A l'inverse, les secteurs du versant où nous avions vainement recherché la plante l'été précédent étaient encore, au mois de mai, recouverts d'une épaisse couche de neige soustrayant le substrat aux agressions thermiques. On peut donc confirmer la localisation préférentielle de *Borderea pyrenaica* dans les aires cryoturbées de l'éboulis. Nous avons pu également constater que la cryoturbation avait réussi à ramener certains bulbes à la surface de la matrice. Néanmoins, la répartition de la Discorée sur pierriers cryoturbés pose certains problèmes car l'espèce n'est manifestement pas capable de réagir à des déchaussements annuels répétés et nous pensons que la "sélection" des individus intervient au moment de la germination et du développement des jeunes plantules qui trouvent dans ces milieux remaniés un substrat suffisamment déstructuré et meuble pour pouvoir y enfoncer profondément leur radicule. Ainsi, l'obstacle au développement de la Dioscorée sur éboulis peu actif serait à notre avis d'ordre purement mécanique, la radicule étant dans l'incapacité de traverser un sol trop compact.

Dès lors que le sol est meuble et que la première racine arrive à le traverser, un bulbe est en mesure de se développer à une distance suffisam-

ment éloignée de la surface qui lui permettra d'échapper aux contraintes induites par la cryoturbation. Lors des premières phases de développement végétatif annuel, le pierrier, encore actif, impose à la plante le développement d'une longue tige hypogée qui ne se ramifie que près de la surface. L'étude anatomique de ces tiges montre l'existence d'un tissu de protection sous forme d'un fort développement de collenchyme sous-épidermique.

Viola diversifolia (DC) W. Becker (fig. 4)

L'espèce est très inégalement répartie dans les pierriers et éboulis de la chaîne frontière, depuis le massif du Puigmal-Carança (Pyrénées orientales) jusqu'au Port de Barroude (Pyrénées centrales). Les stations sont rares et dispersées mais souvent de grande étendue et très riches en individus.

Nous avons pu mettre en évidence l'existence pour ce taxon de deux types d'organisation morphologique particulièrement bien distincts; nous allons les étudier séparément car ils correspondent à deux types de milieux bien différents.

Viola diversifolia type A (fig. 4)

Viola diversifolia type A possède un système racinaire fasciculé développé dans la matrice fine et qui se prolonge au-dessus de celle-ci à travers le cailloutis de surface de l'éboulis par un organe particulier que nous appellerons provisoirement "tige souterraine", unique, vivace, non ramifiée, orientée dans le sens du mouvement et à l'autre extrémité de laquelle se trouvent les bourgeons destinés à produire les tiges aériennes annuelles. Les individus bâtis selon ce modèle sont particulièrement abondants sur l'épaulement occidental du massif du Puigmal, notamment sur les éboulis lités fonctionnels et les pierriers cryoturbés, même très faiblement inclinés.

Dans ce dernier cas, la "tige souterraine" vivace est disposée verticalement car le mouvement des débris de surface est avant tout commandé par le jeu des pipkrakes. Les mouvements dus aux pipkrakes ne peuvent alors affecter ni le système racinaire situé au-dessous du domaine de leur compétence, ni l'axe souterrain orienté dans le sens du mouvement. Il y a

lieu de croire que dans ces zones, les mouvements de convexion à l'intérieur de la matrice sont relativement limités ou simplement très superficiels: si tel n'était pas le cas ils entraîneraient irrémédiablement le déchaussement de la plante. On peut ajouter à l'appui de cette hypothèse le fait que *Viola diversifolia* ne se développe jamais à l'intérieur des ostioles fortement cryoturbés à *Ranunculus parnassifolius* du Pla de Gorra-Blanc voisin.

Cependant le problème de l'accommodation de cette Violette se complique lorque l'on constate son existence au sein d'éboulis lités fonctionnels. Certes, la "tige souterraine", s'orientant parallèlement à la pente dans le sens du glissement, échappe bien là encore aux contraintes liées aux mouvements des matériaux de surface, mais le système racinaire ne peut alors éviter le déchaussement induit par la cryoturbation. Force est alors d'admettre que, tout comme pour *Ranunculus parnassifolius*, les mouvements associés de cryoturbation et de gélifluxion concourent à maintenir la plante au contact de la matrice fine et que celle-ci est de surcroît capable de reformer des racines. C'est pourquoi nous emploierons désormais le terme de "pseudo-bulbe" pour désigner cet axe souterrain dont le comportement dans les éboulis lités est absolument conforme à celui du bulbe de la Renoncule.

SERVE (1972, p. 195) remarque à propos de *Viola diversifolia* et de *Viola crassiuscula*, endémique névadéenne: "Nous avons remarqué que dans les milieux en pente, même faible, les racines sont émises par le tronc principal. Dans les milieux sub-horizontaux, les racines adventives poussent directement au point d'insertion des tiges et l'axe principal est réduit, voire absent." Cette dernière organisation morphologique décrite par l'auteur peut sembler se rapprocher de celle que nous avons pu observer sur les échantillons colonisant les "champs de pierres" du Port de Barroude (type B).

Viola diversifolia type B (fig. 4)

Les surfaces minérales colonisées par la Violette ont ici une origine et une dynamique bien différentes de celles des replats cryoturbés du massif du Puigmal. En effet le substrat ne renferme que très peu de terre fine, les formations caillouteuses étant issues de la gélifraction de la roche

sous-jacente en place et ne provenant pas de la géliturbation d'un matériau hétérogène. Les débris constituent seulement une pellicule de quelques centimètres d'épaisseur à peine recouvrant la roche mère et les éléments fins sont insinués dans les interstices ou minces fissures ménagés par la cryoclastie et les débris grossiers. *Viola diversifolia* s'installe alors en chasmophyte: elle développe un pivot qui se fixe dans les lignes de fissuration, parallèlement à la surface; un système racinaire de type radicant prend naissance au point même d'insertion des tiges, quelquefois également au niveau de leur première ramification. Les tiges très ramifiées et flexueuses cheminent longuement dans la fine couche de débris (fig. 4). Cette organisation morphologique, notons le au passage, rappelle étrangement celle de *Viola cenisia* All.

Dans les Pyrénées orientales nous avons remarqué que la longueur du "pseudo-bulbe" variait en fonction de l'épaisseur du matériau et de l'amplitude du mouvement. Ainsi, les individus occupant les pierriers à faible épaisseur de matériaux et dont l'amplitude de mouvement est réduite, présentent en règle générale un axe souterrain extrêmement court, voire nul, alors qu'à Barroude, dans les conditions qui paraissent très proches, cet axe existe toujours.

Par ailleurs, KUPFER (1974) a montré que *Viola diversifolia* présentait deux races chromosomiques et que la distribution pyrénéenne de l'espèce se faisait de la manière suivante:

- une sippe oriento-pyrénéenne à 2n = 34 chromosomes, vicariante vraie au sens caryosystématique du terme de *Viola crassiuscula* de la Sierra Nevada qui, rappelons le, possède également un "pseudo-bulbe", occupant des pierriers siliceux,
- une ou plusieurs sippes centro-pyrénéennes, occupant des pierriers calcaires et siliceux et dont l'une est à 2n = 52 chromosomes.

Par conséquent il paraît logique de penser que les populations du Puigmal et celles du Port de Barroude puissent correnpondre à deux taxons dont les rangs de parenté demandent encore à être précisés (sous-espèces ou espèces différentes). Si tel n'était pas le cas force serait alors de reconnaître que l'espèce est toujours douée d'une remarquable plasticité morphologique; la dispersion et l'éloignement des différentes stations

connues ne plaident pas en faveur de cette conception.

Quoiqu'il en soit, l'appareil hypogé de *Viola diversifolia* s.l. apparaît comme un excellent indicateur de la dynamique locale des formations superficielles.

3.1.5. *Lithophiles migratrices à système racinaire adhérant fortement au substrat*

Nous avons rangé dans cette catégorie des végétaux dont l'appareil souterrain est composé de racines fines densement ramifiées ou de nombreuses racines longues et robustes qui, dans un cas comme dans l'autre, solidarisent fortement la plante avec le substrat.

Ces appareils racinaires sont révélateurs, dans le premier cas, de la présence d'une matrice fine en surface ou à très faible profondeur et traduisent, dans le second, un état d'amenuisement moins poussé du matériau support.

a) *Les végétaux à système racinaire fasciculé, subsphérique très compact*

Parmi les nombreuses espèces de ce groupe il convient de tistinguer d'une part celles qui sont robustes et intensément drageonnantes, capables de représenter une entrave à la dynamique et pouvant de ce fait être responsables de l'édification de formes, et d'autre part, les espèces de taille plus réduite ou faiblement drageonnantes, incapables de s'opposer au mouvement.

Les espèces non édificatrices de forme. Elles possèdent un appareil racinaire fasciculé très compact capable de retenir fortement les particules de terre. Cependent, du fait du volume relativement réduit de cette rhizosphère, elles n'adhèrent qu'à la partie tout à fait superficielle des fines. Cette particularité, alliée pour certaines d'entre elles à de faibles capacités de multiplication végétative, ne leur permet pas de se maintenir sur les milieux intensément remaniés mais leur permet tout de même de se développer sur des substrats soliflués ou géliflués dans la mesure où les glissements n'affectent que la partie superficielle de la matrice, avec laquelle elles peuvent migrer d'un seul tenant, et où les débris de surface sont de petite dimension et de faible épaisseur.

Les espèces les plus représentatives de ce groupe sont: *Poa alpina* L., *P. laxa* Haenke (inclus *P. minor* Gaud.), *Festuca glacialis* Mièg., *Sesleria disticha* (Wulf.) Pers.(=*Oreochloa disticha* [Wulf.] Link), *Epilobium anagallidifolium* Lam., *Hieracium breviscapum* DC., *Ranunculus montanus* Willd., *Helictotrichon montanum* (Vill.) Pilger.

Les espèces édificatrices de forme. Nous retiendrons dans ce groupe les trois principales espèces sociales qui, dans les Pyrénées, participent à l'élaboration de formes de figuration en gradins ou en guirlandes. Ce sont, pour l'ensemble de la chaîne: *Festuca gautieri* (Hack.) Richt., *F. eskia* Ram. et *F. durissima* (Hack.) Rouy.

Toutes trois possèdent un système racinaire fasciculé compact dont le volume dépasse de beaucoup celui de la partie épigée de la plante.

Fortement solidarisées avec le substrat dans lequel elles sont profondément ancrées, ces espèces dotées également de hautes capacités de multiplication végétative (drageonnement notamment) sont à notre avis les seules pour lesquelles le terme de fixatrices puisse être employé dans toute l'acceptation du mot.

Ces Fétuques se développent souvent sur des versants drapés de matériaux fins issus de processus cryoclastiques et soumis en périodes prénivale et fininivale aux phénomènes périglaciaires (gélifluxion et cryoturbation). Elles constituent alors une entrave à la migration des débris. Enfouies à l'amont, déchaussées à l'aval, les touffes se déplacent insensiblement par roulement et sont capables en début de période végétative de produire de nombreux drageons et de nouvelles racines au niveau des innovations ensevelies.

Selon l'ampleur des phénomènes périglaciaires, elles peuvent se présenter sous forme d'un piqueté de versant, édifier des formes de figuration ouvertes (guirlandes) ou s'organiser en vastes peuplements fermés (pelouses).

b) *Les végétaux à racines longues et robustes*

Bâties selon un type morphologique tout à fait comparable à celui de *Doronicum grandiflorum*, elles en diffèrent néanmoins fondamentalement par la solidité de leur rhizome qui n'est pas susceptible de fragmentation facile. De ce rhizome se détachent de nombreuses racines généralement

longues et robustes qui organisent avec la terre fine qui les entoure de volumineuses rhizosphères particulièrement cohérentes. Ces espèces ont été quelquefois qualifiées de fixatrices (FROMARD 1978) en raison de la robustesse de leur système racinaire et d'une apparente stabilité du milieu. La plante et sa rhizosphère constituent en fait, en cas de mouvement, une véritable entité de déplacement.

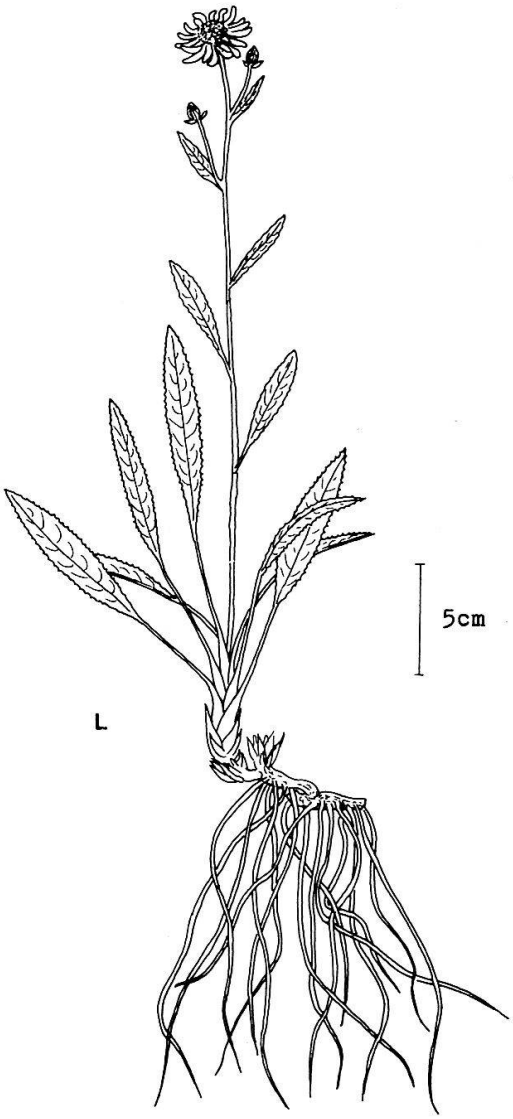


Fig. 5. Lithophile migratrice à système racinaire adhérant fortement au substrat

Migratory scree plant with dense, adherent roots

L = *Senecio pyrenaicus* L.

Dans les pierriers, la distribution des espèces de ce groupe dépend à notre avis beaucoup plus de la morphométrie du matériau constitutif que du degré de stabilité du milieu. En effet, ces espèces possèdent des racines suffisamment solides et nombreuses pour pouvoir pénétrer dans les couches sous-jacentes de l'éboulis et adhérer fortement à un substrat renfermant encore de nombreux éléments grossiers.

De tels systèmes souterrains se rencontrent chez *Senecio pyrenaicus* L. (fig. 5), *S. adonidifolius* Lois., *Solidago virgaurea* L. subsp. *alpestris* Waldst. et Kit., *Adonis pyrenaica* DC. et, à un moindre degré, chez *Ranunculus glacialis* L. et *R. alpestris* L. Ces deux dernières espèces occupent d'ailleurs des pierriers nettement plus stabilisés et orientés au Nord et participent souvent à la constitution de communautés spécialisées autres que d'éboulis; c'est ainsi que *R. glacialis* se comporte fréquemment en rupicole et *R. alpestris* en chionophile, affectionnant tout particulièrement les creux à neige rocailleux et les dolines du karst.

Du point de vue anatomique, le rhizome et les racines de *Senecio pyrenaicus* sont marqués par un développement important du massif ligneux qui contribue à assurer leur robustesse. On note également que les faisceaux libéro-ligneux sont, dans les tiges aériennes, englobés dans un épais manchon de sclérenchyme.

Adonis pyrenaica présente la même structure anatomique dans ses rhizomes et dans ses racines.

3.2. *Systèmes sédentaires*

Nous réunissons sous cette rubrique l'ensemble des végétaux qui sont incapables de suivre ou de subir le mouvement. Les espèces entrant dans cette catégorie occupent donc électivement les pierriers peu mobiles. Certaines d'entre elles présentent néanmoins une organisation particulière de leur appareil végétatif hypogé ou épigé qui leur permet de jouer un rôle dans la stabilisation définitive du substrat (végétaux stabilisateurs) ou dans l'évolution ultérieure du milieu (végétaux recouvreurs et édificateurs).

3.2.1. *Lithophiles "stabilisatrices"*

Les lithophiles stabilisatrices sont les végétaux à système souterrain stabilisateur. En dehors des espèces déjà citées telles que *Festuca eskia*, *F. gautieri*, *F. durissima*, *Senecio pyrenaicus* ou *Adonis pyrenaica*, quelques espèces de pierriers - beaucoup plus stables cette fois - ont un rôle à jouer dans la stabilisation définitive du substrat soit du fait de la conformation de leur système "souterrain" robuste et très ramifié, soit par leur système aérien de type recouvreur.

Nous devons toutefois souligner qu'il est souvent très difficile d'évaluer la part qui leur revient dans la stabilisation définitive du milieu car ces végétaux apparaissent souvent sur des pierriers déjà relativement stables, soit sur des pierriers de versant nord longtemps recouverts par la neige et donc peu ou pas affectés par une dynamique périglaciaire, soit dans les zones les plus stables des éboulis comme des pieds de falaise ou des franges latérales ou centrales déjà stabilisées, soit encore à l'abri de gros blocs ou de puissantes touffes de graminées fixatrices.

a) *Les végétaux à système "souterrain" stabilisateur*

Les plus représentatifs d'entre eux nous paraissent être *Silene vulgaris* L. subsp. *prostrata* Gaud. et *Valeriana montana* L. Ils forment des rhizomes très ramifiés, courts et robustes, enchevêtrés parmi les pierres de surface. Leur racine, unique et de type pivotant, rend compte d'une bonne stabilité de la matrice sous-jacente. L'enchevêtrement des rhizomes dans les parties caillouteuses superficielles contribue à freiner les glissements.

Du point de vue anatomique, les rhizomes de *Valeriana montana* possèdent une épaisse couche de liège ainsi que des paquets de fibres scléréfiées. Ceux de *Silene vulgaris* subsp. *prostrata* sont beaucoup plus ligneux et rigides.

Ces deux espèces colonisent des pierriers à éléments constitutifs de morphométrie variable, allant du cailloutis (débris de 1 à 3 cm) à des matériaux beaucoup plus grossiers (jusqu'à 20 ou 30 cm de longueur apparente). La Valériane est surtout cantonnée en versant nord alors que le Silene se retrouve à toutes les expositions.

On peut considérer comme entrant dans la catégorie des "stabilisatrices", mais dans la mesure où le revêtement superficiel est constitué de débris de petite taille, des espèces telles que *Veronica nummularia* Gouan (fig. 6), *Sideritis hyssopifolia* L., *Arenaria grandiflora* L., *Arenaria purpurascens* Ramond, *A. ciliata* L. subsp. *moehringioides* Murr., *Minuartia cerastiifolia* (Lam. et DC.) Graebn.

b) *Les végétaux à système aérien stabilisateur*

Ces végétaux, qui sont en fait des végétaux "recouvreurs", possèdent un appareil végétatif aérien particulièrement compact qui contribue à retenir dans sa trame les particules fines; ils concourent également, avec les espèces ligneuses à fort développement, à freiner la dynamique des formations superficielles. Ces espèces sont généralement de fortes productrices de matière organique et peuvent de ce fait recevoir le qualificatif d'édificatrices au sens de BAUDIÈRE et SERVE (1971).

Parmi les espèces non ligneuses ou à développement relativement limité

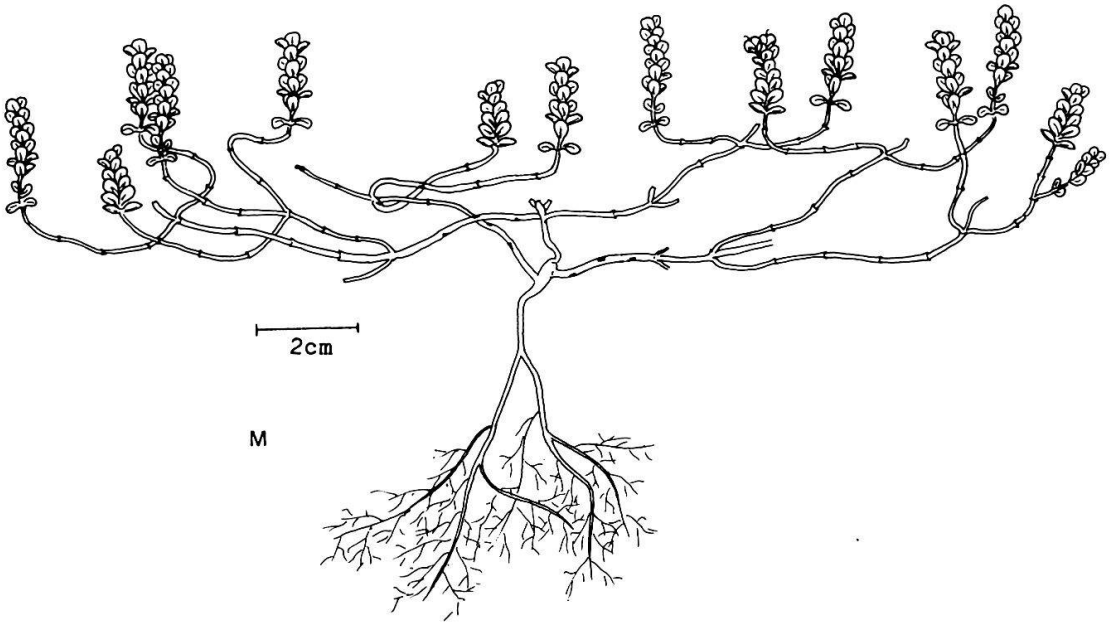


Fig. 6. Lithophile "stabilisatrice"

"Stabilizing" scree plant

M *Veronica nummularia* Gouan

de la flore pyrénéenne, il convient notamment de citer *Petrocallis pyrenaica* (L.) R.Br., *Saxifraga praetermissa* Webb., *S. oppositifolia* L. (s.l.), *S. aizoides* L., *S. pentadactylis* Lapeyr. développées le plus souvent dans les pierriers exposés au Nord, *Vitaliana primuliflora* Bert., *Arenaria grandiflora* L., *Paronychia polygonifolia* (Vill.) DC., *Galium pyrenaicum* Gouan, *G. caespitosum* Lam., *Leucanthemopsis alpina* (L.) Heywood, *Thymus nervosus* J. Gay, *T. praecox* Opiz. subsp. *polytrichus* (Barbus) Jalas occupant des zones relativement stables à toutes les expositions.

Le cas de *Senecio leucophyllus* DC. doit être évoqué tout particulièrement. En effet, cette espèce se rencontre surtout sur des versants exposés au Sud, mais son système racinaire ne lui permet pas de s'installer sur des substrats intensément cryoturbés. Elle se cantonne donc principalement soit sur des pierriers à gros blocs bien stabilisés, soit dans des stations bénéficiant d'un enneigement de longue durée et non soumises de ce fait aux contraintes mécaniques imposées par les cycles gélivaux (hauts de versants ou bas de versant "sous le vent" adossés à de vastes plateaux).

Parmi les espèces ligneuses à port prostré pouvant couvrir des surfaces étendues, il y a lieu de citer *Salix retusa* L., *S. pyrenaica* Gouan, *S. reticulata* L., bonnes édificatrices colonisant principalement les versants nord rocailleux longuement enneigés et *Dryas octopetala* L. dont l'agencement en banquettes perpendiculaires à la pente sur matériaux fins ou en nappes allongées dans le sens de la pente sur matériaux grossiers est révélateur de la dynamique stationnelle des éléments constitutifs du substrat (MARCEL 1982).

3.2.2. *Végétaux sans fonction particulière*

Ce sont principalement les végétaux à système racinaire pivotant nécessitant impérativement la présence à plus ou moins grande profondeur d'une matrice stable. Ils bénéficient en général sur les pierriers stabilisés de l'absence d'un recouvrement végétal bien développé et échappent ainsi à la concurrence interspécifique active.

Certains d'entre eux développent de longues tiges très fragiles cheminant

entre les pierres: c'est le cas notamment pour *Vicia pyrenaica* Pourret, *Linaria alpina* (L.) Miller inclus subsp. *aciculifolia* Br.-Bl. (fig. 7) et *Hutchinsia alpina* (L.) R.Br. Cette dernière est souvent associée aux pierriers exposés au Nord et longuement einneigés.

Les autres espèces sont soit des hémicryptophytes comme *Carduus carlinoides* Gouan, *Scrophularia canina* L. subsp. *hoppii* Koch, *Rhynchosinapis cheiranthos* (Vill.) Dandy subsp. *cheiranthos*, *Veronica fruticans* Jacq., *Arabis alpina* L., *Taraxacum apenninum* (Hoppe) Hegetschw., *T. pyrenaicum* Reut., soit des chaméphytes en coussinet comme *Minuartia sedoides* (L.) Hiern., *M. recurva* (All.) Schinz et Thell., *Silene acaulis* (L.) Jacq. qui occupent surtout des pierriers de plas là où la cryoturbation ne sévit pas.

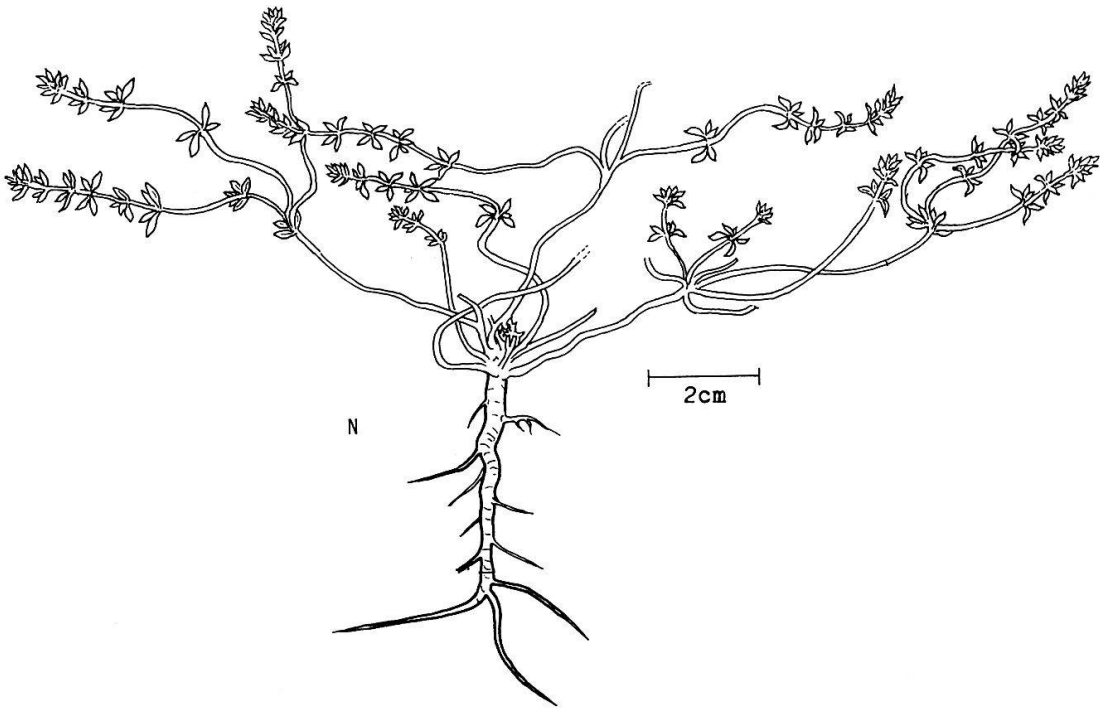


Fig. 7. Lithophile à système racinaire pivotant
Scree plant with a tap-root
N *Linaria alpina* (L.) Miller

4. Conclusions

Notre étude montre que les plantes d'"éboulis" sont hautement spécialisées du point de vue morphologique ou anatomique. Les spécialisations anatomiques se traduisent surtout par une extension, dans les organes hypogés surtout, des tissus protecteurs; cette particularité permet aux végétaux de mieux faire face aux contraintes liées au déplacement des matériaux (production de tissus subéreux compensant les effets abrasifs, tissus collenchymateux préservant les organes de l'écrasement, tissus ligneux et sclérenchymateux en assurant une meilleure rigidité).

Les plantes ne présentant pas ces caractères compensent cette "déficience" anatomique grâce à une organisation particulière de leur appareil végétatif qui leur confère une aptitude certaine à la multiplication végétative; pour certaines d'entre elles (bulbeuses et annuelles) cette compensation s'exprime à travers l'originalité du cycle biologique annuel.

Certaines espèces peuvent donc être considérées comme de remarquables indicatrices de la mobilité et de la dynamique du milieu édaphique: ce sont les plus spécialisées et, de ce fait, les moins nombreuses. On retiendra comme telles:

- *Xatardia scabra*, indicatrice des éboulis lités fonctionnels (siliceux ou calcaires) de la partie orientale des Pyrénées,
- *Ranunculus parnassifolius* (s.l.), indicatrice de milieux cryoturbés (siliceux ou calcaires) de pentes et de surfaces planes,
- *Bordera pyrenaica*, indicatrice de pierriers cryoturbés calcaires de pente (et vraisemblablement de surfaces planes),
- *Cerastium pyrenaicum*, indicatrice de pierriers siliceux de pente très mobiles (éboulis lités et éboulis de gravité pure),
- *Papaver suaveolens*, indicatrice d'éboulis (siliceux ou calcaires) assistés par la neige, géliflués ou soliflués.

D'autres espèces présentant un degré de spécialisation moindre, possèdent une relative plasticité morphologique. L'organisation ponctuelle de leur système souterrain est alors en relation directe avec la dynamique du substrat. C'est donc l'observation attentive *in situ* de leur architecture

morphologique qui peut apporter des renseignements sur les modalités et l'amplitude des mouvements. De telles variations peuvent, nous l'avons vu, se rencontrer chez *Crepis pygmaea*, *Rumex scutatus*, *Campanula ficarioides* (s.l.), *C. linifolia* var. *alpicola*, *C. scheuchzeri* var. *errensis* et *Oxyria digyna*.

En ce qui concerne *Viola diversifolia*, nous pensons que le type A oriento-pyrénéen est très spécialisé et indicateur, soit d'éboulis lités fonctionnels, soit de pierriers de faible inclinaison remaniés surtout par le jeu des pipkrakes, et que le type B centro-pyrénéen est indicateur (du moins tel que nous avons eu l'occasion de le rencontrer jusqu'à ce jour) de pierriers de surfaces planes, jamais cryoturbés et à faible épaisseur de débris. Seules cependant des études plus approfondies, portant notamment sur la caryosystématique et la morphologie comparée et prenant en compte conjointement des données d'ordre géomorphologique, écologique et chorologique, peuvent permettre de se faire une idée exacte du degré de variabilité et partant de la signification exacte du taxon *Viola diversifolia* sur l'ensemble de la chaîne.

Certaines espèces attestent encore de la dynamique du milieu par la disposition (linéaire ou lenticulaire dans le sens de la pente, en guirlandes curvilignes ou parallèles à la pente) de leurs populations. C'est le cas notamment pour *Crepis pygmaea*, *Cerastium pyrenaicum*, *Doronicum grandiflorum* (s.l.), *Festuca eskia*, *F. gautieri* et *F. durissima*.

D'autres espèces indiquent au contraire une relative stabilité des couches profondes du substrat: ce sont celles munies d'un pivot.

D'une manière générale, les milieux les plus mobiles sont occupés par les végétaux morphologiquement ou anatomiquement les plus spécialisés (migrateurs par allongement ou régénération, lithophiles indépendantes). La colonisation et la répartition des espèces dans ces milieux est surtout fonction du mouvement, dans ses modalités, son intensité et sa périodicité, ainsi que du calibre des débris.

Enfin on remarque que les milieux fermés, à haute concurrence interspécifique, ne permettent pas l'installation des espèces hautement spécialisées. Cette inaptitude à la colonisation des pelouses ou des communautés limitrophes des éboulis semble bien d'origine "mécanique". En effet la morpho-

logie du système végétatif hypogé des végétaux concernés (tiges ou rhizomes souvent longs et flexueux) ne leur permet pas d'entrer en compétition efficace avec les systèmes abondamment ramifiés et compacts des espèces dites sociales. Ainsi, les pelouses fermées sont-elles défavorables au développement et au cheminement de ces systèmes hypogés, dans la mesure même où elles ne constituent pas un obstacle direct à la germination des plantes qui les possèdent.

Inversement, les milieux dans lesquels vivent ces plantes spécialisées excluent toute possibilité de pénétration aux espèces ne possédant pas les spécialisations requises. De ce fait, les taxons hautement spécialisés ne peuvent avoir que des contacts tout à fait limités avec des taxons de parenté voisine. Ainsi les pierriers mobiles constituent-ils, tout comme les parois rocheuses, de remarquables milieux de conservation où l'isolement écologique et géographique conduit à l'isolement génétique qui se manifeste par une grande richesse en endémiques.

Résumé

Les éboulis et pierriers sont caractérisés par la mobilité du substratum causée par la cryoclastie, la cryoturbation, la solifluxion ou la gélifluxion. Les mouvements tangentiels des débris sont liés à la gravité, aux processus périglaciaires, à l'action des avalanches ou au ruissellement, les mouvements verticaux étant essentiellement liés à la cryoturbation. Les mouvements du substratum exercent des contraintes sur les plantes et peuvent occasionner des lésions aux tissus végétaux.

Les organes hypogés des plantes lithophiles manifestent des adaptations aux mouvements variés du substratum. Certaines espèces sont particulièrement instructives à ce sujet et peuvent être considérées comme de remarquables indicatrices de la mobilité du milieu édaphique et de sa dynamique. Afin de distinguer les stratégies migratrices et les systèmes sédentaires chez les végétaux lithophiles, une classification basée sur la morphologie et l'anatomie des organes hypogés est proposée.

Summary

Scree slopes are characterized by the mobility of substratum due to frost riving, cryoturbation, solifluxion or gelifluxion. Tangentiel mouvements of debris are induced by gravity, periglacial phenomena, avalanches or runoff water, whereas the vertical movement is essentially due to cryoturbation processes. The movement of substratum imposes stress conditions

upon plants and may occasionally result in tissue lesions.

Subterranean organs of plants from scree slopes show adaptations to various types of the substratum movement. Some species are particularly instructive in this respect and can be considered as excellent indicators of mobility of the edaphic environment and its dynamics.

To distinguish between migratory strategies and sedentary systems observed in scree plants, a classification based upon morphology and anatomy of subterranean organs is proposed.

Zusammenfassung

Schutt- und Geröllhalden sind durch Bewegung des Untergrundes ausgezeichnet, hervorgerufen durch Kryoklastie, Kryoturbation, Solifluktion und Gelifluktion. Die Bewegungen hangabwärts hängen mit der Gravität, mit den Gletscherbewegungen, mit den Wirkungen von Lawinen und Wasserfluss zusammen, die senkrechten Bewegungen sind durch Kryoturbation verursacht. Die Bodenbewegungen beanspruchen die Pflanzen und können Verletzungen des Pflanzengewebes zur Folge haben.

Die unterirdischen Organe der Geröllpflanzen zeigen Anpassungen an die verschiedenartigen Bewegungen des Untergrundes. Gewisse Arten verhalten sich besonders anschaulich in dieser Richtung und erweisen sich als eindrückliche Zeiger für Bodenbewegungen und Bodendynamik.

Um die verschiedenen Wanderstrategien und Setzungssysteme zu unterscheiden, wird eine Klassifikation der Geröllpflanzen vorgeschlagen, die auf der Morphologie und Anatomie der unterirdischen Organe beruht.

Bibliographie

BAUDIÈRE A. et BONNET A.L., 1963: Introduction à l'étude de la végétation des éboulis de la zone alpine des Pyrénées orientales. Naturalia Monspeliensia, Sér. Bot. *15*, 13-28.

\- et SERVE L., 1971: Organisation morphologique et rôle des végétaux dans la dynamique des formations superficielles en milieu supraforestier. Bull.Soc.Bot.Fr. *118*(1-2), 77-94.

\- - 1975a: Les groupements végétaux du Pla de Gorra-Blanc (Massif du Puigmal, Pyrénées orientales). Essai d'interprétation phytosociologique et phytogéographique. Naturalia Monspeliensia, Sér.Bot. *25*, 5-21.

\- - 1975b: Las communidades de *Xatardia scabra* (Lapeyr.) Meissn. Composicion floristica y relaciones con la dinamica de las formaciones superficiales. - Anales del Instituto Botanico Antonio José Cavanilles *32*(2), 537-550.

\- - 1980: Sur la présence de *Xatardia scabra* (Lapeyr.) Meissn. dans les montagnes de l'Andorre. Bull.Soc.Bot.Fr. *127*(1-2), 71-79.

BRAUN-BLANQUET J., 1945: Notes critiques sur la flore des Pyrénées orientales. Bull.Soc.Pharm.Montpellier, Comm.S.I.G.M.A. *87*, 219-236.

FROMARD F., 1978: Recherches sur la dynamique de la végétation des milieux supraforestiers pyrénéens: la vallée de Soulcem, Haute Ariège. Thèse 3ème cycle. Univ. P. Sabatier, Toulouse. 156 p.

GESLOT A., 1982: Les Campanules de la sous-section *Heterophylla* (Wit.) Fed. dans les Pyrénées: une étude de biosystématique. Thèse Etat Univ. Aix-Marseille III. 218 p, 125 tab.

KUPFER Ph., 1974: Recherches sur les liens de parenté entre la flore orophile des Alpes et celle des Pyrénées. Boissiera *23*, 1-322.

MARCEL J.F., 1982: Recherches sur les communautés orophytiques du massif du Madrès (Pyrénées orientales). Applications à la dynamique des versants et à la limite supérieure de la forêt. Thèse 3ème cycle. Univ. P. Sabatier, Toulouse. 208 p.

QUARLES VAN UFFORD L.H., 1909: Etude écologique de la flore des pierriers. Thèse Fac.Sci. Univ. de Lausanne. 80 p., 1 tab. h.t., 5 pl. h.t.

SCHRÖTER C., 1926: Das Pflanzenleben der Alpen. Eine Schilderung der Hochgebirgsflora. 2ème éd. Raustein, Zürich. 1288 p.

SERVE L., 1972: Recherches comparatives sur quelques groupements végétaux orophiles et leurs relations avec la dynamique périglaciaire dans les Pyrénées orientales et la Sierra Nevada. Thèse 3ème cycle Univ.Sci.Techn. Languedoc. Perpignan, 335 p., 14 tabl.

SOMSON O., 1983: Contribution à l'étude de la végétation des pierriers et éboulis pyrénéens dans ses relations avec la dynamique du modelé support. Thèse 3ème cycle Univ. O. Sabatier, Toulouse. 220 p.

SOUTADE G., 1975: Coulées de blocaille et éboulis fonctionnels (Terregals) à la Coma Finestrelles. Pyrénées méditerranéennes. Rev.Géomorph. dyn. *1*, 1-12.

Adresse de l'auteur: Dr. Patrick SOMSON
Laboratoire Botanique et Biogéographie
Université Paul Sabatier
F-31000 Toulouse